

Bemerkungen zu den intraspezifischen und interspezifischen Beziehungen Hirngewicht – Körpergewicht sowie Rückenmarksgewicht – Körpergewicht bei Caniden.

Von M. RÖHRS und P. EBINGER

Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule Hannover, Hannover

*Eingang des Ms. 17. 09. 1997
Annahme des Ms. 14. 01. 1998*

Key words: Canidae, Allometry, CNS weight, body weight, domestication

HALLER (1762) stellte fest, daß in einem nahen Verwandtschaftskreis die kleinen Arten relativ schwerere Gehirne besitzen als die großen. Seit Ende des 19. Jahrhunderts wird die Beziehung Hirngewicht (HG) – Bruttokörpergewicht (BKG) intensiv diskutiert (SNELL 1892; DUBOIS 1898; LAPIQUE 1898; KLATT 1921). In der Folgezeit wurde eine große Zahl von Arbeiten zu dieser Problematik publiziert (PIRLOT 1987). Es stellte sich heraus, daß die Hirngröße abhängig ist von der Körpergröße, aber auch von der Organisationshöhe und möglichen Spezialisierungen der Gehirne. Diese quantitativen Zusammenhänge lassen sich mit der Allometrieformel beschreiben:

$$\log \text{HG} = \log b + \log a \cdot \log \text{BKG}$$

a ist Ausdruck für die Abhängigkeit des HG vom BKG; b zeigt das Ausmaß der Faktoren, welche außerdem das HG bestimmen.

Zur Beurteilung der Organisationshöhen und möglichen Spezialisierungen der einzelnen Arten ist zunächst der Einfluß des BKG auf das HG zu bestimmen. Für den interspezifischen Bereich kann dies nur geschehen durch die Berechnung des a-Wertes für unterschiedlich große Arten naher Verwandtschaft, die sich möglichst nur in der Körpergröße unterscheiden. Auf diese Weise konnte für viele systematische Einheiten der Säugetiere ein a von ~0,566 nachgewiesen werden (RÖHRS 1985, 1986). Bei Gleichheit der a-Werte ist es möglich, die b-Werte der verschiedenen Arten direkt miteinander zu vergleichen. Der b-Wert einer systematischen Einheit wird = 100 gesetzt, Abweichungen hiervon sind Ausdruck unterschiedlicher Organisationshöhe oder Spezialisierung der Gehirne. Worauf diese Abweichungen zurückzuführen sind, muß durch quantitative Analyse der einzelnen Funktionssysteme der Gehirne ermittelt werden. Voraussetzung hierbei ist wiederum die Feststellung der Abhängigkeit der Größe der Funktionssysteme von der Körpergröße.

Zur Überprüfung von Domestikationswirkungen auf die Hirngröße verglichen KLATT (1921) und KLATT und VORSTEHER (1923) Hirngewichte von Wölfen und Haushunden. An einem umfangreichen Datenmaterial wurde gefunden, daß bei Haushunden für die Beziehung HG-BKG ein a von ~0,25 gültig ist. KLATT beurteilte diesen überraschend niedrigen Wert als Ausdruck einer Domestikationswirkung. Er war der Meinung, daß ein a von 0,56 bei Wildarten sowohl intraspezifisch als auch interspezifisch gültig sein müsse. Bei funktionseller Betrachtungsweise ist diese Auffassung durchaus verständlich.

HERRE (1956) vertrat die Auffassung, daß ein a von 0.25 auch innerhalb von Wildarten gültig sei. Für einen eindeutigen Beweis dieser Annahme fehlte damals aber noch ausreichendes Untersuchungsmaterial. Geeignete Daten von unterschiedlich großen adulten Individuen einer Wildart konnten zunächst für Rotfüchse beschafft werden (HERRE/RÖHRS, Anatolien 1953; RÖHRS, Schweden 1955). Bei 51 Rotfüchsen ergab sich für die Beziehung HG-BKG ein a von 0.22 (RÖHRS 1959), für 120 Individuen ein a von 0.252 (RÖHRS 1986). Dieser niedrige intraspezifische a -Wert von etwa 0.25 wurde bei ausreichendem und geeignetem Datenmaterial für weitere Wildarten, auch für die Stammarten von Haustieren und deren domestizierte Formen bestätigt. (EBINGER 1972; EBINGER et al. 1984; RÖHRS 1986; RÖHRS et al. 1989). Damit war eine Basis geschaffen für den intraspezifischen Vergleich der Hirngewichte von Wild- und Haustieren, es konnte das Ausmaß der Hirngewichtsabnahmen bei den einzelnen domestizierten Arten durch die Domestikation bestimmt werden. Das gilt auch für die Änderungen von Teilstrukturen der Gehirne, da sie nach bisherigen Kenntnissen ebenfalls bei Wildarten und ihren Haustieren jeweils gleiche Abhängigkeiten vom BKG zeigen (EBINGER 1974, 1995; KRUSKA 1980; HERRE und RÖHRS 1990). Die Übereinstimmung der a -Werte macht es auch möglich, das Ausmaß der Hirngewichtsabnahmen sowie der Teilstrukturen bei den einzelnen Haustieren direkt miteinander zu vergleichen, was bei starken Abweichungen von den typischen intraspezifischen a -Werten nicht möglich wäre. Es ist kaum zu verstehen, weshalb die Beziehung HG-BKG für den intraspezifischen Bereich so stark von der interspezifischen abweicht. Der interspezifische Wert von 0.566 läßt funktionelle Interpretationen zu, z. B. etwa Oberflächenproportionalität zum Körpervolumen. Beim intraspezifischen Wert von

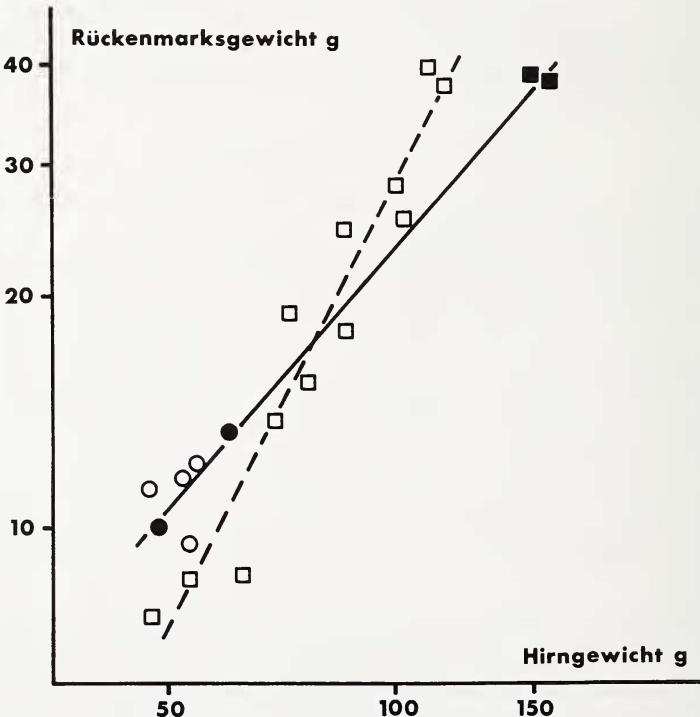


Abb. 1. Intraspezifische Beziehung Rückenmarksgewicht – Hirngewicht bei Haushunden \square , --- $a = 2.059$. Interspezifische Beziehung Rückenmarksgewicht – Hirngewicht bei Caniden, \circ *Vulpes vulpes*, \bullet *Canis aureus*, \blacksquare *Canis lupus*, — $a = 1.156$.

$a = 0.25$ könnte man zu der Vorstellung einer neuronalen „Übersversorgung“ der kleinen Individuen einer Art und der neuronalen „Unterversorgung“ der großen Individuen kommen. Ein adulter Andenfuchs mit 4000 g BKG hat ein HG von ~ 53 g, ein adulter Andenfuchs mit 9500 g BKG hat ein HG von ~ 66 g. Es kann spekuliert werden, ob innerhalb von Arten eine bestimmte genetische Konstellation vorhanden ist, nach der das Unterschreiten eines bestimmten Minimums und ein Überschreiten eines bestimmten Maximums der Hirngröße nicht möglich ist. Dies könnte bedeuten, daß zwischen Gehirnen einer Art eine Körpergrößenabhängigkeit mit annähernd $\frac{2}{3}$ Proportionalität besteht und auch eine körpergrößenunabhängige Beziehung, die jedem Gehirn einen konstanten art-typischen Anteil zuweist (EBINGER 1983).

Bei allen quantitativen Analysen des Zentralnervensystems und seiner Funktionseinheiten stand und steht das Gehirn im Mittelpunkt. Zum Zentralnervensystem gehört aber auch das Rückenmark. Daten über Rückenmarksgewichte liegen kaum vor, das hat sicher mit Präparationsschwierigkeiten zu tun. KLATT und VORSTEHER (1923) haben Rückenmarksgewichte (RMG) bei Wölfen, Goldschakalen, Rotfüchsen und Haushunden bestimmt. Die interspezifische Beziehung RMG-HG lautet bei Wildcaniden

$$\log \text{RMG} = -0.9362 + 1.1559 \cdot \log \text{HG}.$$

Die entsprechende intraspezifische Beziehung bei Haushunden lautet:

$$\log \text{RMG} = -2.6563 + 2.0592 \cdot \log \text{HG} \quad (\text{Abb. 1; Tab. 1}).$$

Der Unterschied im Anstieg der beiden Geraden ist signifikant. Der sehr steile Anstieg ($a = 2.06$) für die intraspezifische Beziehung RMG-HG bei Haushunden zeigt an, daß die intraspezifischen allometrischen Beziehungen RMG-BKG und HG-BKG nicht übereinstimmen (Abb. 2).

Tabelle 1. Allometrischer Vergleich der Beziehung Rückenmarksgewicht zu Hirngewicht bei Caniden und Haushunden.

I. Test auf Unterschiede in Lage und Anstieg (Gesamtdaten)	
N	20
arith. Mittelwert X(log)	1.8752
arith. Mittelwert Y(log)	1.2286
Abweichungsquadrate X	0.5107
Abweichungsquadrate Y	1.1118
Abweichungsprodukt XY	0.7060
Korrelation	0.9369
Anstieg	1.5125
Schnittpunkt	-1.6076
Freiheitsgrade 1	2
Freiheitsgrade 2	16
F für Lage und Anstieg	12.7699
Tab.-Wert für P = 99%	6.2270
** Unterschied ist signifikant **	
II. Test auf Unterschiede im Anstieg	
Anstieg Caniden-Gerade	1.1559
Anstieg Haushund-Gerade	2.0592
Freiheitsgrade 1	1
Freiheitsgrade 2	16
F für Anstieg	24.5988
Tab.-Wert für P = 99%	8.5320
** Unterschied ist signifikant **	

Die Anstiege RMG-BKG für die interspezifische Beziehung bei Wildcaniden und die intraspezifische bei Haushunden unterscheiden sich nicht: $a = 0.583$ (Abb. 3; Tab. 2).

Da in der Domestikation die a -Werte für die intraspezifische Beziehung HG-BKG und anderer Hirnteile sich nicht geändert haben, dürfte dies auch für das Rückenmark

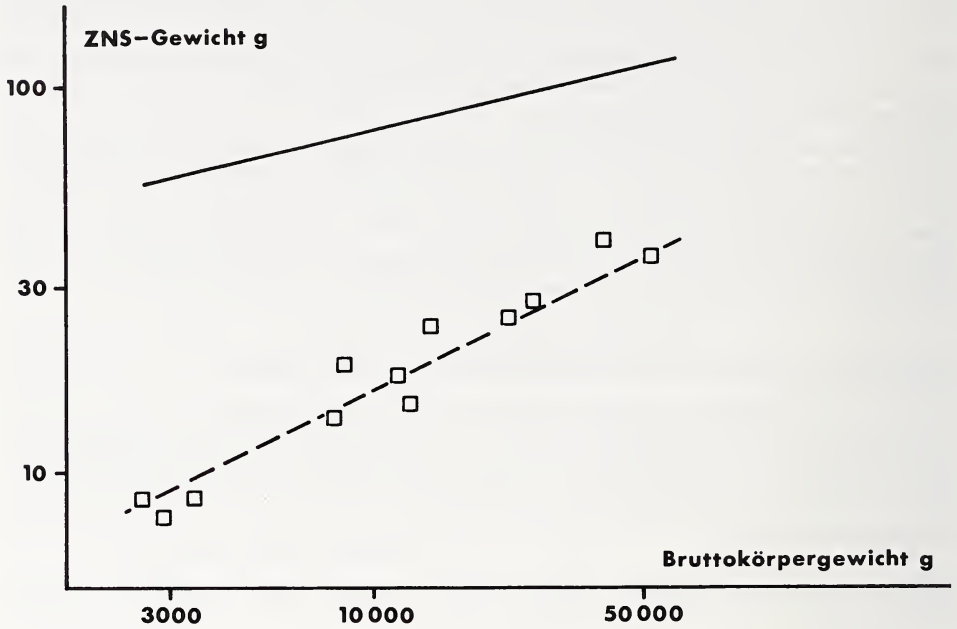


Abb. 2. Intraspezifische Beziehung Hirngewicht-Bruttokörpergewicht bei Haushunden — $a = 0.231$ (EBINGER 1980). Intraspezifische Beziehung Rückenmarksgewicht — Bruttokörpergewicht bei Haushunden - - - $a = 0.583$.

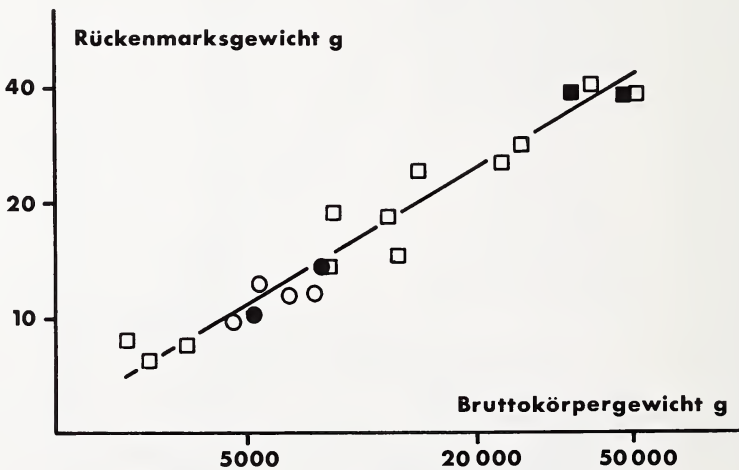


Abb. 3. Zwischen der intraspezifischen (Haushunde) und der interspezifischen (Canidenarten) Allometrie geraden bestehen in der Beziehung Rückenmarksgewicht — Bruttokörpergewicht keine Unterschiede in Anstieg und Lage. Gemeinsames $a = 0.583$. □ Haushunde, ○ *Vulpes vulpes*, ● *Canis aureus*, ■ *Canis lupus*.

zutreffen; wir gehen davon aus, daß im intraspezifischen Bereich bei Canidenarten für die Abhängigkeit des RMG vom BKG ein a von ~ 0.58 gültig ist. Dies erklärt zwar nicht die geringen intraspezifischen a -Werte für das HG, zeigt aber, daß auch im intraspezifischen Bereich zumindest für die Organsysteme des Rumpfes eine ausreichende neuronale Versorgung gewährleistet ist. Ein Haushund von 2500 g BKG hat ein HG von $\sim 56,3$ g und ein RMG von $\sim 7,1$ g; ein Haushund von 50000 g BKG hat ein HG von ~ 112 g und ein RMG von ~ 40 g (Abb. 2). Der Anteil des RMG am Zentralnervensystem beträgt bei dem kleinen Hund $\sim 11,2\%$ bei dem großen Hund dagegen $\sim 26,3\%$.

Für den Vergleich der RMG von Wild- und Haustieren ist ein a von ~ 0.58 zu verwenden. Beim Vergleich des RMG von Wölfen und Haushunden können somit die interspezifische Gerade der Wildcaniden und die intraspezifische der Haushunde eingesetzt werden. Zwischen beiden besteht auch in der Lage kein Unterschied. Die gemeinsame Allometrie Gerade lautet:

$$\log \text{RMG} = -1.1203 + 0.583 \cdot \log \text{BKG} \quad (\text{Abb. 3; Tab. 2}).$$

Demnach hat in der Domestikation bei Haushunden keine Abnahme des Rückenmarksgewichts stattgefunden. Dies bestätigt die Tatsache, daß in der Domestikation progressive Hirnteile weit stärker beeinflußt werden als ursprüngliche. Bei Haushunden beträgt die Abnahme des Hirngewichts 28,8%; die des Prosencephalons 29,9% und die des Tegmentums 13,7%.

Tabelle 2. Allometrischer Vergleich der Beziehung Rückenmarksgewicht zu Bruttokörpergewicht bei Caniden und Haushunden.

I. Test auf Unterschiede in Lage und Anstieg (Gesamtdaten)	
N	20
arith. Mittelwert X(log)	4.0292
arith. Mittelwert Y(log)	1.2286
Abweichungsquadrate X	3.1838
Abweichungsquadrate Y	1.1118
Abweichungsprodukt XY	1.8298
Korrelation	0.9725
Anstieg	0.5830
Schnittpunkt	-1.1203
Freiheitsgrade 1	2
Freiheitsgrade 2	16
F für Lage und Anstieg	1.8187
Tab.-Wert für P = 95%	3.6340
** Kein signifikanter Unterschied **	
II. Test auf Unterschiede im Anstieg	
gemeinsame Korrelation	0.9748
gemeinsamer Anstieg	0.5794
Schnittpunkt Caniden-Gerade	-1.1268
Schnittpunkt Haushund-Gerade	-1.0921
Freiheitsgrade 1	1
Freiheitsgrade 2	16
F für Anstieg	1.7725
Tab.-Wert für P = 95%	4.4940
** Kein signifikanter Unterschied **	

Danksagung

Wir danken Frau E. ENGELKE für ihre technische Unterstützung.

Literatur

- DUBOIS, E. (1898): Über die Abhängigkeit des Hirngewichts von der Körpergröße bei den Säugetieren. Arch. Anthropol. **25**.
- EBINGER, P.; DE MACEDO, H.; RÖHRS, M. (1984): Hirngrößenänderung vom Wild- zum Hausmeerschweinchen. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **22**, 77–80.
- EBINGER, P. (1972): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an Wild- und Laborratten. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **89**, 34–57.
- EBINGER, P. (1974): A cytoarchitectonic volumetric comparison of brains in wild and domestic sheep. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **144**, 267–302.
- EBINGER, P. (1980): Zur Hirn-Körpergewichtsbeziehung bei Wölfen und Haushunden sowie Haushundrassen. Z. Säugetierkunde **45**, 148–153.
- EBINGER, P. (1983): Allometrische Betrachtungen zur Hirn- und Körpergewichtsbeziehung bei Säugetieren. Tierärztl. Praxis **11**, 431–440.
- EBINGER, P. (1995): Domestication and plasticity of brain organization in mallards (*Anas platyrhynchos*). Brain, Behav. Evol. **45**, 241–300.
- HALLER, A. VON (1762): Elementa physiologiae corporis humani. Bd. IV, Lausanne.
- HERRE, W. (1956): Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Studien am Hirn. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Erlangen 1955. Zool. Anz. 1956 Suppl.-Band.
- HERRE, W.; RÖHRS, M. (1990): Haustiere – zoologisch gesehen. 2. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer.
- KLAIT, B. (1921): Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. Bibl. Gen. Leipzig: Verlag Borntraeger. Bd. **2**, 1–180.
- KLAIT, B.; VORSTEHER, H. (1923): Studien zum Domestikationsproblem II. Bibl. Gen. Leipzig: Verlag Borntraeger. Bd. **2**, 1–166.
- KRUSKA, D. (1980): Domestikationsbedingte Hirngrößenänderungen bei Säugetieren. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **18**, 161–195.
- LAPIQUE, L. (1898): Sur la relation du poids de l'encephale au poids du corps. Compt. Rend. Soc. de Biol. Sér. X, T. 5.
- PIRLOT, P. (1987): Contemporary brain morphology in ecological and ethological perspectives. J. Hirnforsch. **28**, 145–211.
- RÖHRS, M. (1959): Allometrische Untersuchungen an Canidengehirnen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1958. Zool. Anz. 1959 Suppl.-Band. 295–307.
- RÖHRS, M. (1986): Cephalisation bei Caniden. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **24**, 300–307.
- RÖHRS, M. (1986): Cephalisation, Telencephalisation und Neocorticalisation bei Mustelidae. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **24**, 157–166.
- RÖHRS, M. (1986): Domestikationsbedingte Hirnänderungen bei Musteliden. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **24**, 231–239.
- RÖHRS, M.; EBINGER, P.; WEIDEMANN, W. (1989): Cephalisation bei Viverridae, Hyaenidae, Procyonidae und Ursidae. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **27**, 169–180.
- SNELL, O. (1892): Die Abhängigkeit des Hirngewichts von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch. Psychiatric **23**.

Anschr. der Verf.: Prof. Dr. MANFRED RÖHRS und Dr. PETER EBINGER, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-30559 Hannover